STRUCTURE DU STOCK DES GÉNITEURS DE LA POPULATION DE *POMATOSCHISTUS MICROPS* (KRØYER, 1838) (GOBIIDAE), DANS LA LAGUNE DE MAUGUIO, FRANCE

par

J.-L. BOUCHEREAU, J.-P. QUIGNARD, J.-C. JOYEUX et J.-A. TOMASINI (1)

RÉSUMÉ. - Les données déjà acquises sur la structure de la population et la reproduction de *Pomatoschistus microps* de Méditerranée occidentale sont reconsidérées et analysées par de nouvelles méthodes, en particulier l'analyse factorielle de correspondance. On a pu ainsi préciser que la population est composée essentiellement de deux classes d'âge 0+ et 1+, qu'une fraction des individus 0+, nés au début de la saison de ponte, peut se reproduire à l'âge de quatre mois et à une taille de 27 mm (LT). Cette reproduction précoce est rendue possible par les facteurs lagunaires biotiques et abiotiques favorables à la croissance. En participant à la reproduction, les individus reproducteurs précoces (0+) contribuent au succès reproducteur de la population lagunaire de *P. microps*.

ABSTRACT. - Population structure of reproductive specimens of *Pomatoschistus microps* Krøyer, 1838) (Gobiidae), in the lagoon of Mauguio, France.

Results already obtained about *Pomatoschistus microps* population structure and reproduction from Western Mediterranean are reconsidered and analysed by new methods, particularly with factor anlaysis (reciprocal averaging method). Population structure is composed by two age classes 0+ and 1+, and a part of 0+ class specimens which are born at the begining of the spawning season and can breed before next spawning season, at four month age and size at first maturity of 27 mm (TL) in july. Good biotic and abiotic lagoon features promote growth and allow forward spawning. Taking a part in reproduction, this fraction of small early reproductive specimens (0+) allows to improve reproductive success of *P. microps* lagoonary population.

Mots-clés. - Gobiidae, *Pomatoschistus microps*, MED, Gulf of Lion, Population structure, Recruitment, Reproduction.

Pomatoschistus microps est un petit gobie (longueur totale maximum, 64 mm en Atlantique, 53 mm en Méditerranée) commun dans les estuaires, les abers, les fjords des côtes est-atlantiques, entre la Norvège et le Maroc; en Méditerranée, sa répartition est limitée au golfe du Lion où il occupe essentiellement les lagunes. Dans ce secteur, un certain nombre d'études ont été réalisées concernant principalement la structure des populations (Bouchereau *et al.*, 1989a), le cycle sexuel (Hervé, 1978; Bouchereau *et al.*, 1989b), la ponte (Bouchereau *et al.*, 1991). Cette espèce à faible longévité se reproduit essentiellement de mars à juillet dans la lagune de Mauguio. La taille de première maturité est de 27 mm (LT).

Dans cette étude, certaines des données précédemment acquises concernant la structure de la population et la reproduction de *P. microps* (Bouchereau *et al.*, 1989a, 1989b; Quignard *et al.*, 1989), ont été reprises et analysées par d'autres méthodes, ce qui nous a permis de préciser la structure de la population, l'âge de première maturité et ses conséquences sur la dynamique reproductive.

(1) Laboratoire d'Ichthyologie, Université Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc, Place Eugène Bataillon, case 102, 34095 Montpellier Cedex 5, FRANCE.

PRÉSENTATION DU MILIEU

La lagune de Mauguio (Fig. 1), située sur la côte méditerranéenne française (Languedoc), a une surface de 3166 ha. Sa profondeur maximum est de 1,30 m (moyenne: 0,80 m). Elle est en relation avec la mer par un chenal de 1050 m de long, d'une profondeur de 1,50 m environ et communique avec le canal du Rhône à Sète et la lagune voisine de Pérols. La salinité peut varier entre 37‰ environ à l'entrée du chenal et 3‰ dans la zone nord-est où des arrivées d'eau douce sont présentes (Quignard *et al.*, 1983). Le fond est dans l'ensemble vaseux ou sablo-vaseux avec des valves entières ou brisées parfois abondantes de *Cerastoderma glaucum*. Au nord-est, on note la présence d'un herbier discontinu de *Potamogeton pectinatus* et sur la frange sud on trouve *Gracilaria verrucosa* et quelques *Zostera noltii* et *Ruppia maritima*. Partout abondent les Algues vertes des genres *Ulva*, *Enteromorpha*, *Chætomorpha* et *Ulvopsis*. De l'été au début de l'automne, cette lagune, très eutrophe, est sujette à des crises trophiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les données proviennent de l'échantillonnage hebdomadaire réalisé d'octobre 1985 à septembre 1986 auprès des pêcheurs au moment des débarquements des prises (Bouchereau *et al.*, 1989a) aux Cabanes de Pérols (Fig. 1). L'engin de pêche utilisé est la capéchade, sorte de grand verveux à maille de 4 à 10 mm (Quignard et Farrugio, 1981). La sélectivité de cet engin de pêche est de 25 mm. Les individus de taille inférieure à 25 mm, même s'ils ont déjà adopté un mode de vie épibenthique (Padoa, 1953), sont donc exclus des prélèvements.

Sur les 7363 individus récoltés et étudiés, 1936 mâles et 5427 femelles, on a mesuré la longueur totale (LT) et, chez certains spécimens, la longueur standard (Lst),

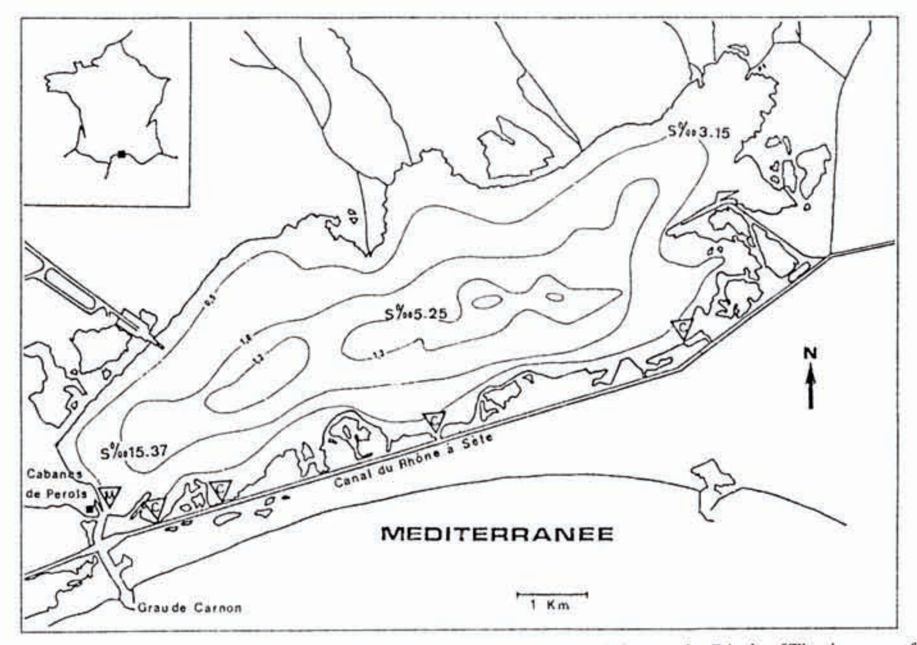


Fig. 1. - La lagune de Mauguio et lieu de débarquement des Cabanes de Pérols. [*The lagoon of Mauguio and landing site of Cabanes de Pérols.*]

pesé les masses corporelles humides brutes (Mb) et éviscérées (Mc) ainsi que les masses ovariennes (Mo). Les masses sont exprimées en grammes et les tailles en millimètres. La conversion de la longueur totale en longueur standard est obtenue par l'équation: Lst = 0,838 x LT + 0,410, (r = 0,995, variance résiduelle Vr = 0,270, validité: $19 \leq LT \leq 53$) (Bouchereau *et al.*, 1989b).

Les moyennes mensuelles du rapport gonadosomatique (RGS) ont été comparées à l'aide du test "t " de Student (Dagnelie, 1975).

Après regroupement mensuel des échantillons selon le sexe et arbitrairement par classe de taille de 2 mm comme pour les autres gobies étudiés au laboratoire, nous avons calculé, pour la période allant d'octobre 1985 à décembre 1986, le rapport gonadosomatique RGS (Mo x 100/Mb) moyen mensuel en fonction des trois groupes de tailles antérieurement définis (Bouchereau *et al.*, 1989b): LT1 < 32 (groupe avec des immatures durant certaines périodes de l'année), LT3 > 41 (groupe de taille incluant éventuellement des 2+) et LT2 pour les tailles intermédiaires. Les résultats obtenus entre octobre et décembre 1986 pour les individus en repos sexuel se répètent chaque année (Bouchereau *et al.*, 1989a) et sont donc transposables à la période manquante de l'année 1985.

Conjointement aux échantillonnages effectués sur les lieux de débarquement aux Cabanes de Pérols, des enquêtes auprès des pêcheurs ont permis d'évaluer (Quignard *et al.*, 1989) l'importance des pêches de *P. microps*. Ainsi, nous disposons, mensuellement, d'une assez bonne approche de l'abondance exprimée en kg par jour et par pêcheur.

Pour analyser les données recueillies, nous avons cherché à améliorer le mode de représentation graphique (Bouchereau *et al.*, 1989a), et effectué une analyse factorielle des correspondances (AFC) (Benzecri, 1973), d'après la méthode décrite par Do Chi (1977), pour les données allant d'octobre 1985 à septembre 1986. Le traitement de ces données a été effectué au moyen du logiciel STAT-ITCF (Dervin, 1988). Cette analyse consiste, dans le cas présent, à décrire le maximum d'informations contenues dans l'évolution des échantillons (distributions des fréquences des classes de tailles de 2 mm d'individus de chaque sexe) en fonction du temps (mois) à l'aide de l'analyse multidimensionnelle des données. C'est une double analyse d'inertie sur les lignes (i.e. les tailles) et les colonnes (i.e. les mois) d'un tableau de données utilisant non pas une distance euclidienne mais une distance du Khi-2 (Dervin, 1988).

Pour chaque point, la contribution relative (variance du point sur l'axe/variance de l'ensemble des points sur l'axe) à l'inertie expliquée pour l'axe considéré permet de juger de la représentativité du point dans la définition de l'axe (Dervin, 1988); son cosinus carré permet d'apprécier la qualité de sa représentation graphique et sa coordonnée de le situer. La contribution à l'axe du point est estimée en comparant sa contribution relative sur l'axe étudié à 8,3 (100/12) pour les mois, 7,1 (100/14) et 8,3 (100/12) pour les tailles respectives des mâles et des femelles. En effet, la somme de toutes les contributions relatives à un même axe vaut 100 et les contributions de tous les points seraient égales, s'ils avaient contribué de la même façon à la constitution de l'axe. Donc, le fait que les contributions de certains points soient beaucoup plus fortes que d'autres signifie que ces points "forts" sont les principaux constituants de l'axe.

Les contributions des points à cinq axes factoriels ont été calculées et prises en compte, mais seulement les deux premiers axes les plus discriminants ont été utilisés pour les représentations graphiques. Les autres axes ont éventuellement servi pour des contributions complémentaires. Les phases de recrutement dans les pêches, de croissance (forte ou ralentie) et de disparition, sont mises en évidence par l'analyse des proximités entre les points représentés par les classes de tailles de 2 mm (points-tailles), ceux représentés par les mois (points-dates), et avec beaucoup de précaution, entre points-tailles et points-dates.

RÉSULTATS

Analyse factorielle des correspondances (AFC)

Femelles

Chez les femelles, les deux premiers axes (Fig. 2) décrivent respectivement 80,5% et 14,8% de la variation totale. Pour apprécier correctement certaines informations manquantes sur ces axes, comme par exemple la position des points-tailles 25 à 27 mm, 45 à 47 mm, et des points-dates août et septembre, il faut se reporter aux axes 3, 4 et 5 (Tableau I). Sur le plan défini par les deux premiers axes, on peut suivre: - une phase de recrutement dans les pêches en juillet, correspondant à l'apparition diffuse d'individus de petite taille (points-tailles 25 à 31 mm) qui sont des 1+ et peut-être des 0+; - la présence caractéristique d'individus de 29 à 33 mm, entre juillet et septembre; ces animaux corres-

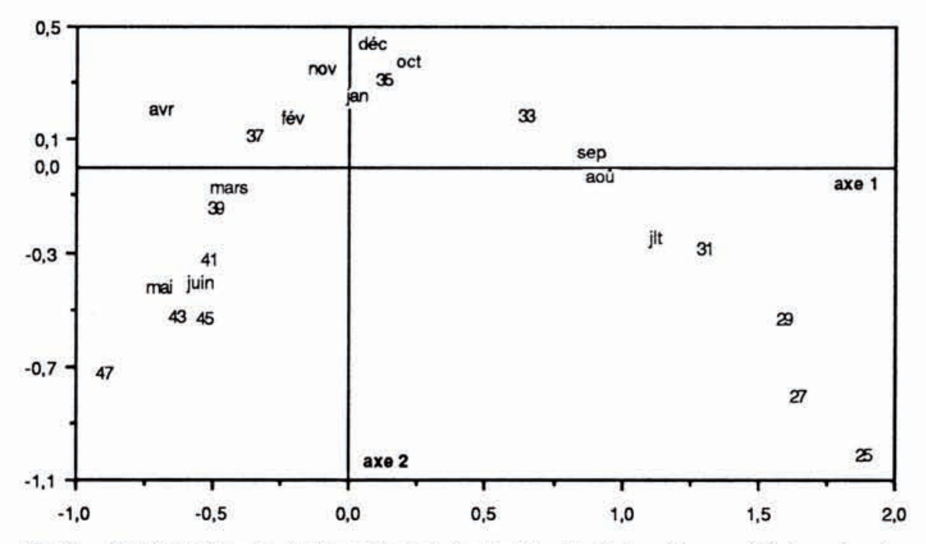


Fig. 2. - Représentation des "points-tailles" et des "points-dates" dans l'espace défini par les deux premiers axes factoriels pour les femelles. [*"Length-points" and "date-points" representation in the space defined by two first axis for females.*]

Tableau I. - Contributions des axes à l'inertie totale C.I. (i.e. pourcentages expliqués) et oppositions d'après leurs coordonnées des points constitutifs (contributions relatives) et des points bien représentés graphiquement pour les femelles. Entre parenthèses, meilleure contribution des points peu constitutifs. [*Contributions of axis at total inertia C.I. (i.e. percentages explained) and oppositions after coordinates of constitutives points and graphically well represented points for females. Between brackets, best contribution of lightly constitutives points.*]

Axes	C. I.	Coordonnées positives		Coordonnées négatives
1	80,5 %	juil.; 29 à 33	<--->	mars, avril, mai; 37 à 39
2	14,8 %	oct., déc., janv., (nov.), (fév.); 35	<--->	mai, juin, juil.; 29-31, 41 à 43
3	2,0 %	janv., avril; 37 à 39	<--->	déc., mars, mai; 35, 41 à 45, (47)
4	0,9 %	juil.; 27, 33, (25)	<--->	avril, août, sept.; 29 à 31
5	0,6 %	avril; 27 à 29, 35	<--->	janv., juil., sept.; 31 à 33, 43

pondent, notamment au tout début de cette période, aux plus grands individus de la nouvelle cohorte recrutée 0+; - une phase de croissance, de juillet (29-31 mm) à mai- juin (43 mm) de l'année suivante, qui se ralentit durant l'hiver, particulièrement au point-taille 35 mm et aux points-dates octobre à février (Tableau I, Fig. 2). Le déplacement conjugué entre taille et date correspond à l'évolution des modes de la distribution des fréquences de tailles entre septembre (33 mm) et février, mars et avril (39 mm) (Bouchereau *et al.*, 1989a).

Sur l'axe 3, on constate que les points-tailles 41 à 47 mm sont caractéristiques de décembre, mars et mai (Tableau I, axe 3); ils résultent de la croissance pré et post-hivernale des individus nés l'année précédente, en 1985. Certains individus des points-tailles 47 mm de mai peuvent, avec beaucoup de réserve, correspondre à des individus 2+.

Mâles

Les contributions des deux premiers axes à l'inertie totale (Fig. 3), sont respectivement de 64,6% et 12,5%; elles sont plus faibles que celles qui ont été obtenues avec les femelles. L'étude des contributions relatives des points-tailles et des points-dates sur ces deux axes (Tableau II) montre que les petites (27 mm), les moyennes (35 mm) comme les grandes (47 à 53 mm) tailles, de même que les points-dates octobre, novembre, janvier et février, y sont mal représentés. Ceci est vraisemblablement dû au fait que les mâles sont proportionnellement beaucoup moins nombreux que les femelles dans les pêches (sex-ratio: un mâle pour 2,4 femelles, Bouchereau *et al.*, 1989a), et qu'ils présentent une plus grande variabilité des tailles, ce qui est susceptible de réduire la précision de l'AFC. On peut néanmoins estimer que les points-tailles 29 à 47 évoluent de manière similaire aux points-dates répartis entre juillet et mai, et qu'ils représentent la croissance d'une cohorte depuis son recrutement partiel dans les pêches (points-tailles 27 à 29) jusqu'à sa disparition. En se référant aux autres axes (Tableau II), on constate que: - le point-taille 47 est caractéristique de mars et d'août (axe 5); le point-taille 49, toujours très mal représenté, semble caractéristique de l'hiver (janvier et février) (axe 3); le point-taille 51 de janvier (axe 3); le point-taille 53 de mai (axe 3).

La classe de taille 35 mm, toujours présente en abondance n'est donc caractéristique d'aucun mois.

L'AFC montre que les très grandes tailles, 49 à 53 mm (Fig. 3), sont caractéristiques de l'hiver (janvier et février) et du printemps (mai) (Tableau II; Fig. 3).

Histogrammes des fréquences des tailles

La présentation en trois dimensions des histogrammes des fréquences de taille durant la période de reproduction de *P. microps* qui va d'avril à septembre 1986 (Figs 4, 5) met en évidence le recrutement des 0+ (classes des 25-31 mm), nés dès le début du printemps, et entrant dans les pêches en juin et surtout en juillet, ainsi que la disparition progressive des grands individus (mortalité). En mai de l'année 1986, la taille moyenne des femelles 1+ est de 39,1 mm ($\sigma^2 = 6,35$) et toutes ($n = 407$) mesurent plus de 34 mm, taille nettement supérieure à celle (25-31 mm) à partir de laquelle tous les individus sont capturables par les capéchades (Bouchereau *et al.*, 1989a). On peut donc admettre, avec 1% de risque d'erreur, que toutes les femelles d'une longueur totale inférieure à 32,6 mm, $LT \leq (LT\ moy - 2,58\ \sigma)$ capturées postérieurement à mai sont des 0+ qui viennent de naître au cours de la présente saison de ponte. A partir de juin, on assiste à l'intégration de la cohorte des individus 0+ dans celle des 1+ qui sont encore en reproduction. Si le recrutement est déjà bien visible chez les mâles (Fig. 5), "l'entrée" de la cohorte des individus 0+ qui s'intègrent dans la masse des parents, et "la sortie" de ces derniers (1+), sont encore plus nettes chez les femelles (Fig. 4). Chez les mâles, (taille moyenne des 1+ en mai: 38,6 mm avec $\sigma^2 = 16,88$), les individus des classes 49, 51 mm en janvier et de 53 mm de mai représentent un reliquat de la cohorte des 2+. Il existe donc, dans la lagune de Mauguio, durant toute l'année, deux classes d'âge de *P. microps*. Si l'on prend en compte l'individu mâle de mai, trois classes peuvent exceptionnellement être distinguées.

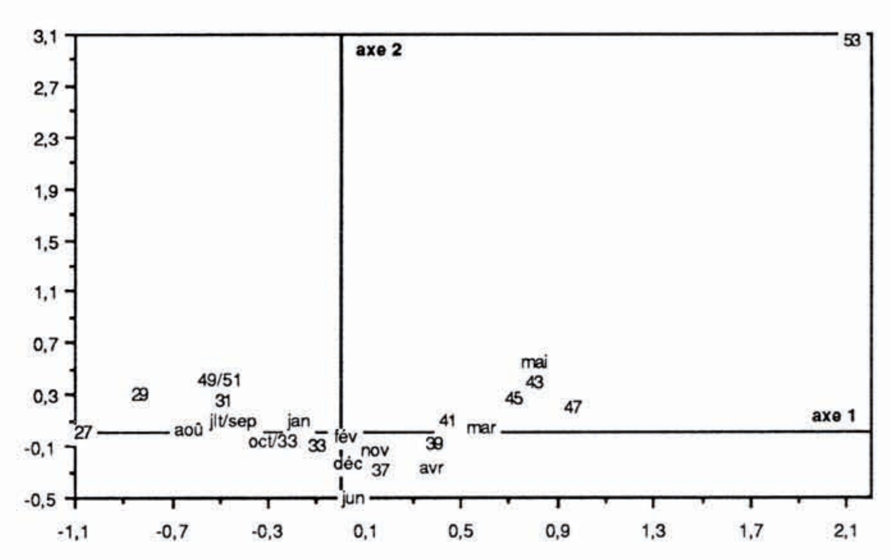


Fig. 3. - Représentation des "points-tailles" et des "points-dates" dans l'espace défini par les deux premiers axes factoriels pour les mâles. [*"Length-points" and "date-points" representation in the space defined by two first axis for males.*]

Tableau II. - Contributions des axes à l'inertie totale C.I. (i.e. pourcentages expliqués) et oppositions d'après leurs coordonnées des points constitutifs (contributions relatives) et des points bien représentés graphiquement pour les mâles. Entre parenthèses, meilleure contribution des points peu constitutifs. [*Contributions of axis at total inertia C.I. (i.e. percentages explained) and oppositions after coordinates of constitutives points and graphicaly well represented points for males. Between brackets, best contribution of lightly constitutives points.*]

Axes	C. I.	Coordonnées positives		Coordonnées négatives
1	64,6 %	mars, avril, mai; 39 à 45	<--->	juil., août, sept.; 29 à 33
2	12,5 %	mai; 29 à 31, 43, 53	<--->	déc., avril, juin; 37
3	8,6 %	oct., juil.; 27 à 29, 37	<--->	janv., (fév.); (49), 51
4	5,8 %	nov.; 39 à 41	<--->	déc., mai, juin; 35, 43, 53
5	4,2 %	avril, mai; 39, 53	<--->	mars, août; 33, 45, 47

Abondances

Il existe une nette saisonnalité dans les captures de *P. microps* (Fig. 6). Les débarquements (en kg par jour et par pêcheur) sont importants en hiver et au printemps, de décembre à avril, et très faibles en été. Cette diminution observée dans les captures en été et en automne est à mettre en relation avec le cycle reproductif de cette espèce (Bouchereau *et al.*, 1989b). En effet, elle peut s'expliquer par une moindre capturabilité des mâles qui gardent les nids, des 0+, et/ou, dans une plus grande mesure, par la forte mortalité des géniteurs qui intervient en fin de saison de ponte. L'apparition massive d'individus en fin d'été et à l'automne correspond au recrutement de 0+, c'est-à-dire des individus qui sont nés de mars à mai, en début de saison de ponte.

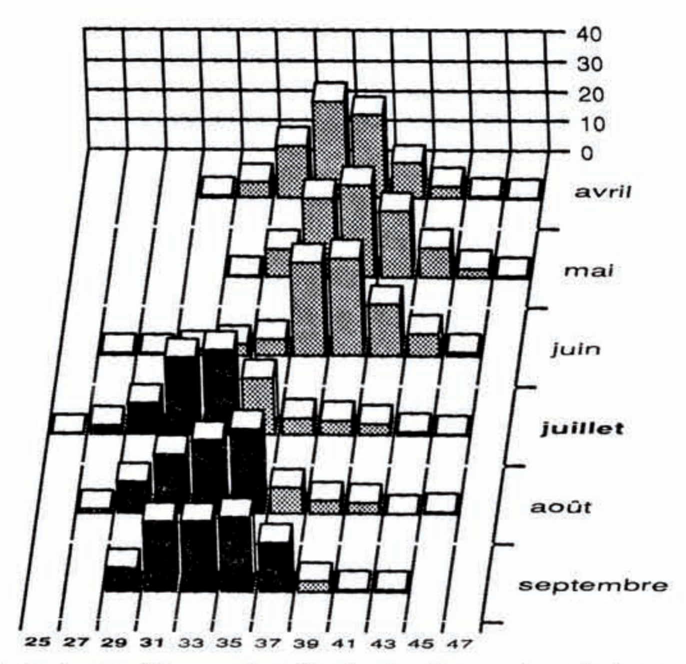


Fig. 4. - Distribution des fréquences des tailles des femelles, par classe de deux mm, durant la période de reproduction d'avril à septembre 1986; en noir, les 0+; en grisé, les 1+. [*Length frequencies distribution of females per two mm class size, during spawning season from April to September 1986; in black, 0+ class; in gray, 1+ class.*]

Relation entre taille, âge et rapport gonadosomatique des femelles

Les résultats de l'AFC (Figs 2, 3) et l'analyse de la représentation en perspective des distributions des fréquences des tailles durant la période d'avril à septembre 1986 (Figs 4, 5), qui correspond à la saison de ponte (Fig. 7), permettent de séparer les individus 0+ de taille inférieure ou égale à 31 mm (LT1). La valeur du RGS moyen (10,28 % ± 8,22; n = 23) de ces individus en juillet (Figs 7, 8), est la même (test "t") que celles des RGS des grands individus des classes LT2 (10,34 % ± 6,86; n = 46) et LT3 (10,14 % ± 5,80; n = 20) qui correspondent en majorité à des 1+. L'appartenance de ces plus petits individus (LT ≤ 31) à la nouvelle cohorte 0+ de 1986 est certaine, comme nous l'avons précédemment montré. Il est vraisemblable, aussi (Fig. 5), qu'une partie des individus capturés en juillet et présentant des longueurs comprises entre 31 et 36 mm appartiennent à la cohorte 0+, alors que les individus de plus de 36 mm sont tous des 1+ nés en 1985.

Parmi les RGS individuels de juillet 1986 (Fig. 8), ceux de la classe LT1 (0+) correspondent à des femelles nées en avril, recrutées en juillet, qui vont ou ont commencé leur premier cycle de reproduction. Elles présentent des stades soit immatures, soit en préponte, soit en fin de maturation ovarienne (en proportion de 2/3, 10 ≤ RGS ≤ 27%). Dans les classes suivantes (LT2, LT3), on trouve des femelles en majorité 1 ou 1+ qui présentent des RGS dont la valeur est comprise entre 0 et 25%, avec tous les stades de maturation: encore quelques immatures (soit 0 ou petits 1+), des femelles en préponte et de nombreuses en postponte partielle (interponte séquentielle) ou définitive.

Par la suite, le RGS moyen des 0+ (LT1) suit la même évolution (Fig. 7) que celles des 1+ (LT2, LT3) pour atteindre, en même temps que ceux-ci, une valeur minimum en septembre. Donc, au moins une fraction des 0+ est capable de participer à l'effort reproducteur de la population durant la saison de ponte au cours de laquelle ils sont

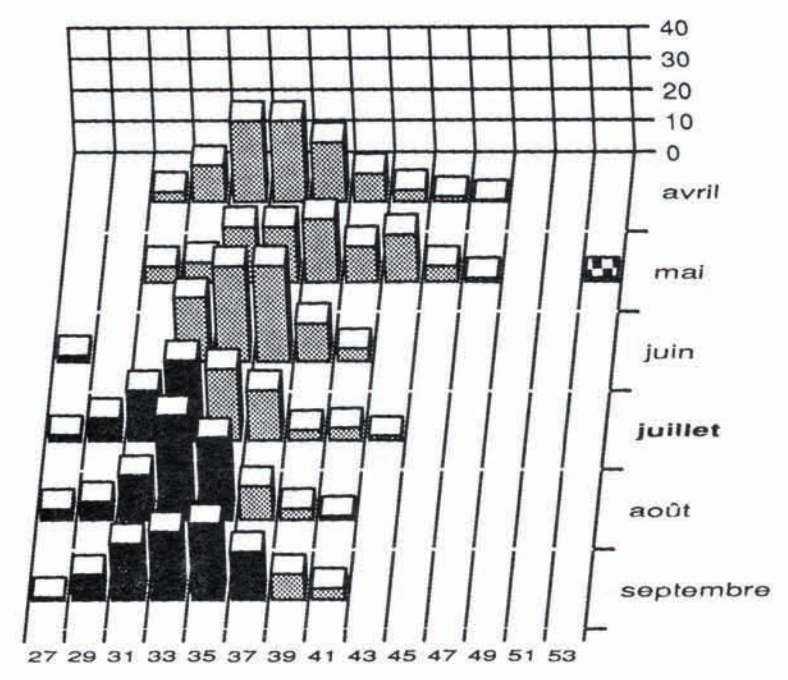


Fig. 5. - Distribution des fréquences des tailles des mâles, par classe de deux mm, en période de reproduction d'avril à septembre 1986; en noir, les 0+; en grisé, les 1+; en damier, les 2+. [*Length frequencies distribution of males per two mm class size, during spawning season from April to September 1986; in black, 0+ class; in gray, 1+ class; in draught board, 2+class.*]

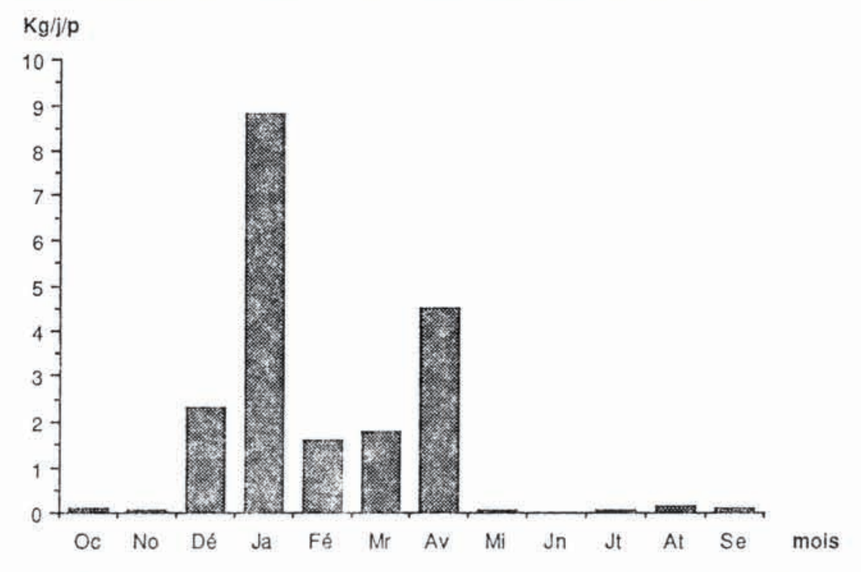


Fig. 6. - Evolution mensuelle des débarquements de *P. microps*, en kg par jour et par pêcheur (kg.j-1.p-1), au port de Pérols, entre octobre 1985 et septembre 1986. [*Monthly evolution of* P. microps *landings in kg/day/fisherman (kg/j/p), at Pérols harbor, between October 1985 and September 1986.*]

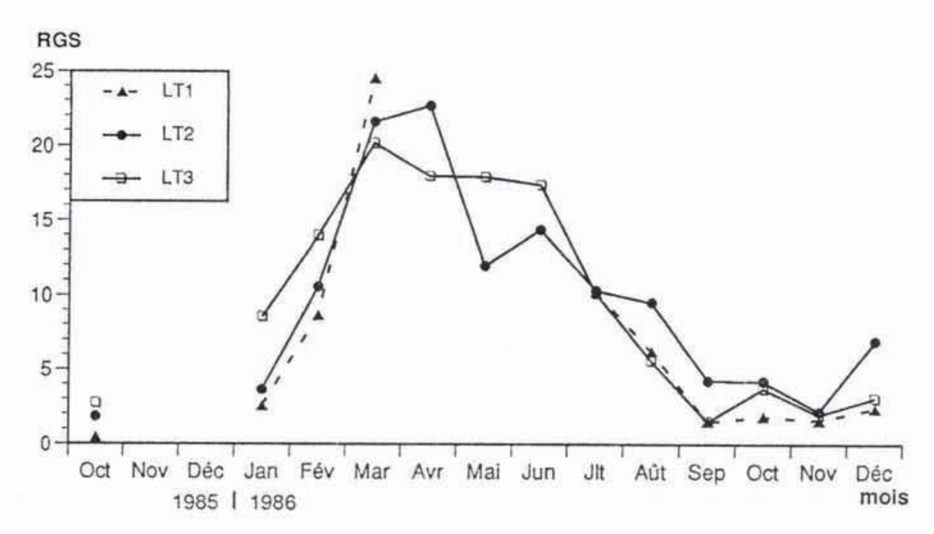


Fig. 7. - Evolution mensuelle du rapport gonadosomatique (RGS) des femelles selon les groupes de taille (en mm) LT1, LT2, LT3 (LT1 < 31; 31 < LT2 < 40; LT3 > 40) d'octobre 1985 à décembre 1986. [*Monthly gonosomatic ratio (RGS) variation according to size classes (in mm) LT1, LT2, LT3 (LT1 < 31; 31 < LT2 < 40; LT3 > 40) from October 1985 to December 1986.*]

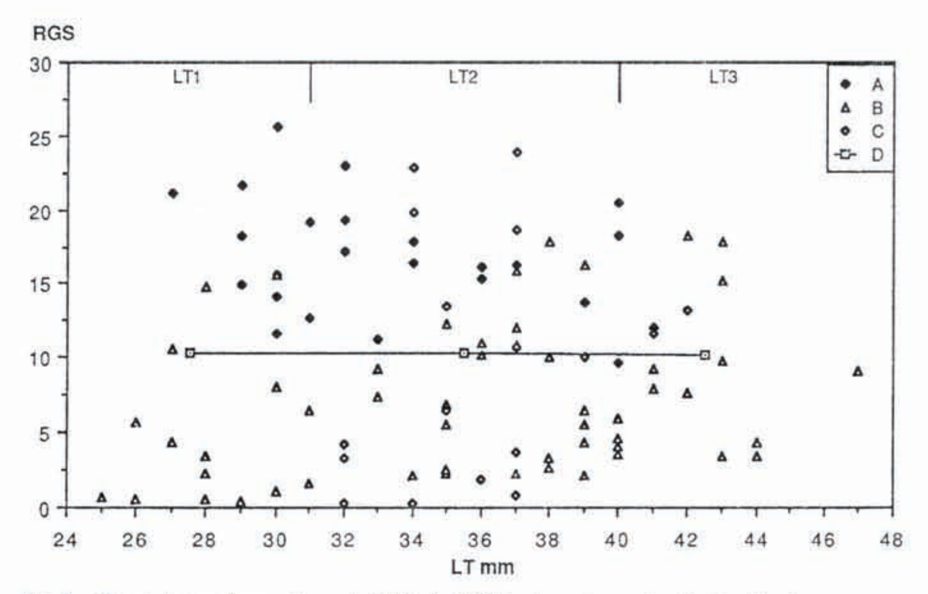


Fig. 8. - Rapports gonadosomatiques individuels (RGS): A, ovaires mûrs; B, femelles immatures, en pré ou post-ponte; C, non précisé, et RGS moyens (encadrés par l'écart-type): D, par classe de taille (LT1, LT2, LT3) des femelles en juillet 1986. [*Individual gonosomatic ratios: A, ripe ovaries; B, immature, pre or post spawning females; C, non precised, and mean (bracketed by standard deviation) gonosomatic ratios (RGS): D, for each length class (LT1, LT2, LT3) of females, in July 1986.*]

nés. Quelle que soit l'année, les classes de taille de 33 à 39 mm représentent généralement plus de 60 % de la population durant la période de ponte.

DISCUSSION

Durant la période de ponte, malgré l'unimodalité apparente des histogrammes des fréquences de tailles (Bouchereau *et al.*, 1989a) qui résulte de la forte dominance de la classe d'âge 1+ et de la discrétion des entrées (recrutement) et des sorties (mortalité), nous pouvons distinguer nettement le renouvellement de la population dans l'échantillon étudié. D'ailleurs, la saisonnalité de la présence de *P. microps* dans les débarquements (Fig. 6) correspond à la succession de générations annuelles: au mois d'avril, tous les mâles et toutes les femelles de 27 mm et plus (LT) sont mûrs si l'on se réfère à la couleur de la robe pour les premiers et aux valeurs du RGS (Fig. 7) pour les secondes. Plus de 80% des femelles sont prêtes à pondre. Entre avril et septembre, une nouvelle génération remplace l'ancienne qui disparaît progressivement. L'AFC met en évidence, avec plus d'acuité, l'apparition d'individus de petites tailles (LT ≤ 30 mm) en juin et juillet. Ceux-ci représentent des recrues 0+ nées en début de ponte. Progressivement, ces 0+ deviennent de plus en plus abondants numériquement dans l'ensemble des classes de taille. D'après ces résultats, deux classes d'âge principales cohabitent dans la lagune de Mauguio où elles dominent successivement entre deux saisons de ponte.

A partir de juillet (le RGS moyen est de 10%), alors que l'activité générale de ponte décline, ces recrues d'environ 30 mm de taille, et dont l'âge n'excède pas quatre mois, ont les gonades très développées et sont aptes à pondre. Ce phénomène de maturité précoce n'a jamais été observé, chez cette espèce, dans les secteurs de l'Atlantique nord de la Norvège au Portugal (Miller, 1964; Lawacz, 1965; Jones et Miller, 1966; Healey, 1972; Claridge *et al.*, 1985; Moreira *et al.*, 1991) quel que soit le biotope. Pourtant dans l'Atlantique septentrional, les plus grands 0+ de *P. microps* peuvent, dès juillet, mois où la reproduction s'effectue encore, atteindre des tailles (45 mm) comparables ou supérieures (Doornbos et Twisk, 1987) à celles qui ont été enregistrées en Méditerranée et avoir ou dépasser la taille minimum de première maturité sexuelle donnée pour l'Atlantique (Lst = 26, Lawacz, 1965; Lst = 29 pour les femelles et Lst = 31,7 pour les mâles, Miller, 1964; soit respectivement en LT: 30,5; 34,1 et 37,3, d'après la relation Lst - LT). Ces animaux, qui ont une taille équivalente ou supérieure à ceux de la lagune de Mauguio au même mois, sont beaucoup plus jeunes (Bouchereau *et al.*, 1989b), la période de ponte étant plus tardive dans l'Atlantique septentrional qu'en Méditerranée. Donc, si les *P. microps* de l'Atlantique septentrional atteignent des tailles compatibles avec la maturité sexuelle, l'âge physiologique de maturation n'est pas atteint. Sous des latitudes plus basses au Portugal, la situation est tout autre. Ici, étant donné la précocité du début de la saison de ponte (Moreira *et al.*, 1991) très comparable à celle qui a été donnée pour la population de la lagune de Mauguio (Bouchereau *et al.*, 1989b), l'âge ne peut être pris en compte pour expliquer les différences de stratégies constatées entre ces deux secteurs. Quoique n'ayant pas de renseignements sur les tailles, la seule hypothèse plausible serait alors que dans l'estuaire du Tage, la taille minimale ne soit pas atteinte assez rapidement pour que les 0+ puissent pondre avant le premier hiver suivant leur naissance.

Etant donné les conditions climatiques en Atlantique nord, ce phénomène de reproduction précoce a peu de chances de pouvoir s'exprimer. En effet, l'investissement énergétique consacré à la reproduction par ces jeunes individus 0+ se ferait aux dépens de la quantité de réserves susceptibles d'être stockées avant l'hiver, ce qui réduirait leur capacité à supporter les conditions hivernales. D'autre part, les larves issues de cette reproduction, n'auront pas le temps de croître suffisamment et d'accumuler assez de réserves pour affronter efficacement l'hiver plus précoce dans cette région qu'en Méditerranée. Une reproduction précoce se solderait donc, sous ces latitudes, par une augmentation de la mortalité des jeunes reproducteurs 0+ et une faible survie, sinon une mortalité totale de

leurs larves, donc par un échec. C'est pourquoi, l'investissement reproducteur est réservé après l'hiver suivant la naissance, avec éventuellement une tentative ultime pour la très faible fraction survivant l'année d'après.

Il n'en va pas de même à Mauguio où les conditions climatiques et biotiques semblent favorables à la survie automnale et hivernale de ces poissons, le milieu étant trophiquement riche et les températures se maintenant tardivement à un niveau élevé. Dans ce cas de figure, le gain populationnel engendré par la ponte précoce des 0+ est certainement non négligeable. En effet, même si ces reproducteurs précoces ne survivent pas à la ponte, ce qui pourrait être dû à un épuisement rapide engendré par la simultanéité de la croissance et de la reproduction, le remplacement de ces individus pourrait être assuré par leur descendance étant donné la fécondité des femelles (F = 467, Bouchereau *et al.*, 1989b) à condition que la survie de cette "seconde cohorte" de 0+ soit bonne. De plus, s'il n'y a pas mortalité, la reproduction d'une petite proportion de géniteurs 0+ accroît d'autant plus le succès reproductif de cette espèce dans la lagune. D'après les histogrammes de fréquence des femelles (Fig. 4), au mois de juillet, 13,8 % des géniteurs sont des 0+ de taille égale ou inférieure à 31 mm. Doornbos et Twisk (1987) ont montré que la mortalité naturelle des individus présentant une taille supérieure à 20 mm dans la zone septentrionale de l'aire de répartition est voisine de 46 % par mois, soit 99,9 % par an. On conçoit donc aisément que le gain en individus apporté par la reproduction précoce d'une fraction de la population de 0+ puisse revêtir une certaine importance surtout si les jeunes géniteurs 0+ survivent.

En plus de la mortalité naturelle (Tinckle, 1969), liée à une espérance de vie certainement génétiquement réduite, deux autres causes de mortalité peuvent intervenir dans la lagune de Mauguio et favoriser la sélection d'individus capables de se reproduire précocement. L'un de ces facteurs est la pêche (Bouchereau *et al.*, 1989a) qui a un impact surtout sur les grands individus, l'autre étant les crises trophiques anoxiques auxquelles s'ajoutent les crises thermiques, éoliennes, pluviales,... qui affectent tous les stades et les classes de taille.

L'influence du facteur pêche sur le déterminisme de l'âge de première maturité est bien connu. Le cas du hareng de la mer du Nord en est l'illustration. Sa pêche intensive frappait prioritairement les individus les plus grands et les plus âgés, donc les reproducteurs, tout en épargnant les individus de petite taille; dans ce contexte, on a vu passer l'âge de première maturité de trois à deux ans entre le début et la fin des années cinquante (Cushing et Burt, 1957; Cushing, 1960, 1968; Burt et Cushing, 1962). *P. microps* a subi et subit encore, dans la lagune de Mauguio, une pression du même type. En effet, l'effort de pêche considérable depuis au moins 150 ans (Gourret, 1897) s'est énormément accru au cours des dernières décennies par l'introduction du moteur hors-bord et des filets en nylon.

Les mortalités engendrées par les crises hydroclimatiques sont relativement imprévisibles et provoquent des pertes considérables dans la population. Certains auteurs ont mis en évidence que les individus des populations occupant des milieux instables, imprévisibles présentaient des maturités plus précoces que ceux vivant dans des milieux stables. Cette corrélation a été mise en évidence chez les Poecilidés *Gambusia affinis* et *Xiphophorus maculatus* (Mc Kenzie *et al.*, 1983; Stearns, 1983; Stearns et Crandall, 1984). Dans le cas de *P. microps*, il est difficile de dire si les conditions du milieu sont beaucoup plus variables et imprévisibles à Mauguio que dans la zone nord de l'aire de répartition où il a été étudié. Toutefois, il est certain que les crises revêtent une intensité remarquable dans cette région méditerranéenne, quelle que soit leur nature (Guelorget et Michel, 1976; CEMAGREF, 1989; Quignard *et al.*, 1989).

Dans la lagune de Mauguio, les conditions environnementales que nous venons d'évoquer doivent certainement favoriser, chez cette espèce, dite "itéropare contractée" au sens de Miller (1984), la sélection d'individus capables de se reproduire précocement.

CONCLUSION

Les renseignements fournis par les analyses factorielles des correspondances, les débarquements des pêches et les histogrammes des fréquences de tailles ne remettent pas en cause les résultats précédemment obtenus (Bouchereau *et al.*, 1989a), mais ont permis de préciser plusieurs points concernant la structure en âge des géniteurs de *P. microps* dans la lagune de Mauguio. Il apparaît, en particulier, que la quasi totalité des individus, tant mâles que femelles, ne survivent pas à la reproduction qu'ils effectuent après leur premier hiver de vie. De plus, fait exceptionnel sous climat tempéré et froid, nous avons montré qu'en Méditerranée une fraction de ces animaux se reproduisait très précocement à un âge d'environ quatre mois pour une taille de 27 mm (LT). Ceci peut être considéré comme une tactique compensatoire des fortes mortalités (pêches, crises trophiques, etc.) et de la petite taille atteinte par les individus de la population qui en limitent le succès reproducteur (fécondité des femelles, capacité de gardiennage des mâles). C'est certainement en partie grâce à ce phénomène que la population de Mauguio peut se maintenir et prospérer dans ce biotope. Une telle précocité a déjà été mise en évidence chez *Syngnathus abaster* (Tomasini *et al.*, 1991) espèce sympatrique de *P. microps* et est peut-être envisageable chez d'autres petites espèces de poissons Téléostéens méditerranéens vivant dans le même type de biotope.

RÉFÉRENCES

BENZECRI J.P., 1973. - L'Analyse des Données, II. L'Analyse des Correspondances. Edition Dunod, Paris, 619 pp.

BOUCHEREAU J.L., JOYEUX J.C. & J.P. QUIGNARD, 1989a. - Structure de la population de *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838), Poissons Gobiidés, lagune de Mauguio (France). *Vie Milieu*, 39(1): 19-28.

BOUCHEREAU J.L., JOYEUX J.C., TOMASINI J.A. & J.P. QUIGNARD, 1989b. - Cycle sexuel, fécondité et condition de *Pomatoschistus microps* (Poissons, Gobiidés) dans la lagune de Mauguio-France. *Bull. Ecol.*, 20(3): 193-202.

BOUCHEREAU J.L., QUIGNARD J.P., JOYEUX J.C.& J.A. TOMASINI, 1991. - Stratégies et tactiques de reproduction de *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) et de *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) (Pisces, Gobiidae) dans le golfe du Lion (France). Nids, déterminismes de la sédentarité et de la migration. *Cybium*, 15(4): 315-346.

BURT A.C. & D.H. CUSHING, 1962. - I- Growth and recruitment in the herring of the southern North Sea. II- Recruitment to the North Sea herring stocks. *H.M. Stationery Off., London, Fish. Invest.*, ser. 2, 23(5): 71 pp.

CEMAGREF, 1989. - Suivi de la salinité et de l'état trophique de l'étang de l'Or. Rapport de synthèse 1986-1988. Rapport pour le Service Maritime et de Navigation du Languedoc-Roussillon, 37 pp.

CLARIDGE P.N., HARDISTY M.W., POTTER P.C. & C.V. WILLIAMS, 1985. - Abundance, life history and ligulosis in the gobies (Teleostei) in the inner Severn Estuary. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 65(4): 951-968.

CUSHING D.H., 1960. - The East Anglian fishery in 1959. *World Fish.*, 9(8): 51-58.

CUSHING D.H., 1968. - Fisheries Biology - A Study in Population Dynamics. The University of Wisconsin Press, Madison, Milwaukee, London: 200 pp.

CUSHING D.H. & A.C. BURT, 1957. - On the herring of the southern North Sea. *H.M. Stationery Off., London, Fish. Invest.*, ser. 2, 20(11): 31 pp.

DAGNELIE P., 1975. - Théorie et Méthodes Statistiques. Presses agronomiques de Gembloux, A.S.B.L., 463 pp.

DERVIN C., 1988. - Comment interpréter les résultats d'une analyse factorielle des correspondances. Institut Technique des Céréales et des Fourrages, 75 pp.

DO CHI T., 1977. - Détermination statistique de l'âge: quelques méthodes de décomposition d'un échantillon en composantes gaussiennes. *Océanis*, 3(10): 503-530.

DOORNBOS G. & F. TWISK, 1987. - Density, growth and annual food consumption of gobiid fish in the saline lake Grevelingen, the Netherlands. *Neth. J. Sea Res.*, 21(1): 45-74.

GOURRET P., 1897. - Les étangs saumâtres du Midi de la France et leurs pêcheries. *Ann. Mus. Hist. nat., Marseille, sér. Zool.*, 5(1): 1-386.

GUELORGET O. & P. MICHEL, 1976. - Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault). I. - Le milieu, 95 pp. II. - Les peuplements benthiques. Thèse de Spécialité, Montpellier II. 122 pp.

HEALEY M.C., 1972. - On the population ecology of the common goby in the Ythan estuary. *J. nat. Hist.*, 6: 133-145.

HERVÉ P., 1978. - Ichthyofaune comparée de deux étangs littoraux du Roussillon: Canet-St Nazaire et Salses-Leucate. Thèse 3ème cycle, Univ. P. et M. Curie, Paris, 253 pp.

JONES D. & P.J. MILLER, 1966. - Seasonal migrations of the common Goby *Pomatoschistus microps* (Krøyer), in Morecambe Bay and elsewhere. *Hydrobiologia*, 27: 515-528.

LAWACZ W., 1965. - An analysis of variations in two populations of *Gobius microps* Kr. depending on the salinity of the habitat. *Ekol. Pol.*, 13: 125-142.

MAC KENZIE W., CREWS D., KALLMAN K.D., POLICANSKI D. & J.J. SOHN, 1983. - Age, weight and the genetics of sexual maturation in the Platyfish, *Xiphophorus maculatus*. *Copeia*, 3: 770-774.

MILLER P.J., 1964. - The biology of the goby *Pomatoschistus microps*. *Annu. Rep. Challenger Soc.*, 3(16): 42-43.

MILLER P.J., 1984. - The topology of gobiid fishes. *In:* Fish Reproduction: Strategies and Tactics. (Potts G.W. & R.J. Wootton, eds), pp. 119-153, London: Academic Press.

MOREIRA F., COSTA J.L., ALMEIDA P.R., ASSIS C. & M.J. COSTA, 1991. - Age determination in *Pomatoschistus minutus* (Pallas) and *Pomatoschistus microps* (Krøyer) (Pisces: Gobiidæ) from the upper Tagus estuary, Portugal. *J. Fish Biol.*, 39: 433-440.

PADOA, E., 1953. - Sottordine Gobiiformes. Famiglia Gobiidæ. *In:* Uova, Larve e stadi Giovanili di Teleostei. *Fauna Flora Golfo Napoli*, 38: 648- 678.

QUIGNARD J. -P. & H. FARRUGIO, 1981. - Les pêcheries fixes lagunaires: caractéristiques et possibilités. *Pêche marit.*, 1238: 289-393.

QUIGNARD J. -P., MAZOYER-MAYERE C., VIANET R., MAN-WAI R. & K. BENHARRAT, 1983. - Un exemple d'exploitation lagunaire en Languedoc: l'étang de l'Or (Mauguio). Pêche et production halieutique. *Science Pêche*, 336: 3-23.

QUIGNARD J. -P., BOUCHEREAU J. -L., CAPAPE C., JOYEUX J. -C. & J. -A. TOMASINI, 1989. - Les débarquements des pêches aux Cabanes de Pérols (lagune de Mauguio), octobre 1985 - décembre 1988. Rapport Service Maritime et de Navigation du Languedoc-Roussillon, 84 pp.

STEARNS S.C., 1983. - Heritability estimates for age and lenght at maturity in two populations of mosquitofish that shared ancestors in 1905. *Evolution*, 38(2): 368-375.

STEARNS S.C. & R.E. CRANDALL, 1984. - Plasticity for age and size at sexual maturity: a life history response to unavoidable stress. *In*: Fish Reproduction: Strategies and Tactics (Potts G.W. & R.J. Wootton, eds), pp. 13-33 London: Academic Press.

TINCKLE D.W., 1969. - The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life history of lizards. *Am. Natur.*, 103: 501-516.

TOMASINI J.A., QUIGNARD J.P., CAPAPE C. & J.L. BOUCHEREAU, 1991. - Facteurs du succès reproductif de *Syngnathus abaster* Risso, 1826 (Pisces, Teleostei, Syngnathidae) en milieu lagunaire méditerranéen (lagune de Mauguio, France). *Acta Oecol.*, 12(3): 331-355.

Reçu le 12.06.1992
Accepté pour publication le 04.11.1992.